

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2011.01398

甜瓜遗传图谱的构建及果实与种子 QTL 分析

王贤磊¹, 高兴旺¹, 李冠¹, 王惠林², 耿守东³, 康锋¹, 聂祥祥¹

1. 新疆大学生命科学与技术学院, 乌鲁木齐 830046;
2. 新疆农业大学林学与园艺学院, 乌鲁木齐 830052;
3. 新疆国家瓜类工程与技术研究中心, 昌吉 831100

摘要: 以遗传性状差异较大的甜瓜材料日本安农二号与新疆哈密瓜K413杂交产生的 143 个F₂单株为作图群体, 以AFLP与SSR分子标记为主构建了包含 12 个连锁群、142 个遗传标记位点的甜瓜遗传图谱, 其中包括 121 个 AFLP标记、16 个SSR标记、3 个STS标记、2 个性状标记, 连锁群总长度为 1 014.2 cM。应用复合区间作图法对甜瓜果实的大小、长宽比、糖度、硬度以及甜瓜种子的长、宽、形状、重量等性状进行遗传定位与分析。基因定位结果显示控制果肉颜色的基因位于C9连锁群AFLP分子标记NDAA与NCFA之间。其他性状表现为数量性状控制, 共检测到 25 个数量性状基因座, 不同性状基因座位有重叠分布的特点。其中C5 连锁群标记NCA-N73C区间检测到QTLs *Sl5.1*、*Sw5.1* 和*Swt5.1* 分别控制种子长、宽和千粒重, 分别可解释表型变异的 17%、19%和 23%。该区域包含的来自母本安农二号的基因位点对甜瓜种子的长、宽、千粒重均有明显的抑制作用; 位于C8 连锁群标记N73A与NFDA间的QTL通过影响种子的宽度从而影响种子的形状与重量; 同样位于C8 连锁群的果实长宽比QTL *Fs8.1* 在F₂和F₃中均检测到, 分别解释表型变异的 25%和 19%, 表现为部分显性, 来自安农二号的等位基因抑制甜瓜果实伸长, 生成圆形甜瓜; 还发现控制甜瓜果实心糖、边糖、果实硬度的QTL各一个。

关键词: 甜瓜; 遗传图谱; 分子标记; 果实; 种子

Construction of a melon genetic map with fruit and seed QTLs

WANG Xian-Lei¹, GAO Xing-Wang¹, LI Guan¹, WANG Hui-Lin², GENG Shou-Dong³, KANG Feng¹, NIE Xiang-Xiang¹

1. Life Science and Technology Department, Xinjiang University, Urumchi 830046, China;
2. Forestry and Horticulture Department, Xinjiang Agricultural University, Urumchi 830052, China;
3. National Melon Engineering and Technology Research centre of Xinjiang, Changji 831100, China

Abstract: A genetic map of melon was constructed using 143 F₂ population developed from a cross between two distant lines Ano2 of Japan and Hami melon K413. The map contains 12 linkage groups and 142 markers, including 121 AFLPs, 16 SSRs, 3 STSs, 2 trait markers and covers 1 014.2 cM. Composite interval mapping (CIM) method was used to detect QTLs involved in melon fruit and seed traits: fruit length (FL), fruit width (FW), fruit shape (length/width, FS), centre sugar (CS), edge sugar (ES), flesh texture (FT), seed length (SL), seed width (SW), seed shape (SS), and seed weight (SW). The result

收稿日期: 2011-01-26; 修回日期: 2011-04-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 30660078, 31060148)和新疆自治区高技术研究发展计划项目(编号: 200711102, 20111120)资助

作者简介: 王贤磊, 博士后, 研究方向: 分子遗传学。Tel: 0991-8585071; E-mail: wangxianlei2000@163.com

通讯作者: 李冠, 教授, 博士生导师, 研究方向: 植物生理生化与分子生物学。E-mail: guanli@xju.edu.cn

网络出版时间: 2011-9-8 15:21:26

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20110908.1521.002.html>

showed that *Flesh* was located between AFLP markers NDAA and NCFA on C9. A total of 25 QTLs were detected for other traits and some QTLs were co-located with each other. The QTLs *Sl5.1*, *Sw5.1*, and *Swt5.1* located on linkage C5 between NCA and N73C explained a significant portion of associated phenotypic variation ($R^2=17\%$, 19% , 23%). The allele from Ano2 obviously suppressed the length, width, and weight of melon seed; the QTLs between N73A and NFDA on C8 were involved in seed width, shape, and weight; the QTL *Fs8.1* on C8 was detected using both F_2 and F_3 fruit data and explained a significant portion of phenotypic variation 25% and 19% . *Fs8.1* showed partly dominant, and the allele from Ano2 suppressed elongation of fruit to form round melon. The QTLs related to centre sugar, edge sugar, and fruit texture were also detected in this research.

Keywords: melon; genetic map; molecular marker; fruit; seed

甜瓜是世界范围内广泛种植且多样性较高的园艺作物, 染色体组成为 $2n=2x=24$, 基因组较小为 0.45 pg ^[1], 由于具有生长期相对较短和高度的遗传多态性以及可通过农杆菌介导的方法进行遗传转化的特点, 甜瓜成为葫芦科基因组学研究的代表作物。甜瓜果实相关性状具有丰富的变异类型^[2], 而大多数果实相关性状遗传规律较为复杂, 受多个数量性状位点(QTL)控制, 不同性状受环境影响作用不同。因此在育种上也不易对分离后代进行有效的选择, 通过构建分子遗传图谱可以对数量性状进行遗传分析, 发现控制果实相关性状位点。

近年来国内外学者对甜瓜的重要农艺性状进行了遗传定位研究。Danin-Poleg等^[3]用PI414723与Dulce杂交的 F_2/F_3 群体作图, 建立了包含22个SSR标记、46个RAPD标记、2个ISSR标记和4个农艺性状标记的遗传图谱, 性状分别为雌花形态(*a*)、抗枯萎病*Fom-1*、果皮条纹、果肉pH。Monforte等^[4]用93个 F_2 个体和77个DH系对果实性状基因进行了QTL定位, 性状包括早熟、果实形状、果实重量、糖分、外果皮颜色和果肉颜色。Zalapa等^[5]利用雌雄同株异花且多枝的材料USDA 846-1与雄花两性花同株的材料Top Mark杂交建立的81个重组自交系群体绘制遗传图谱, 对甜瓜产量相关性状进行QTL定位, 性状包括主枝数、每株果实数、每株果实重、平均果实数等。Paris等^[6]使用同一材料, 对其可溶性固体含量、果实直径、种腔直径、种腔与果实比例、果实形状与网纹性状进行了QTL作图。Cuevas等^[7]利用该群体对 β -胡萝卜素含量基因进行了QTL定位; 2009年, 该课题组利用中国早熟甜瓜材料Q3-2-2与Top mark杂交的116个 F_3 群体, 建立

了含171个位点的遗传图, 对早熟性状与 β -胡萝卜素含量性状进行了QTL定位^[8]。Moreno等^[9]利用近等基因系(NIL)对控制甜瓜果实成熟软化的基因进行了定位研究; 并对控制果实形状的基因位点*fs6.4*继续进行了遗传与发育分析, 认为该位点主要为加性作用, 受环境与遗传背景影响均较小, 将该基因定位于第VI染色体中间区域, 该基因在雌花发育初期就产生作用^[10]。不同学者利用各种甜瓜种质建立的遗传群体检测到的果实相关QTL中, 部分QTL在染色体上的分布具有明显的重叠, 表明这些基因位点作用的广泛性。

目前, 在甜瓜中已获得克隆的基因主要为抗病基因, 包括抗枯萎病基因*Fom-2*^[11]、抗霜霉病基因*At1*与*At2*^[12]、抗蚜虫及蚜传病毒基因*Val*^[13]、抗坏斑病毒(MNSV)基因*Cm-eIF4E*^[14]与抗白粉病基因*Pm-W*^[15]。在其他农艺性状研究方面, 控制甜瓜雄花两性花同株基因*a*^[16]和全雌性性状基因*g*^[17]实现了定位克隆。其他关于控制甜瓜果实、种子、糖度等数量性状的基因国内外尚未有定位克隆的研究报道。本文使用遗传差异较大的甜瓜材料安农二号和哈密瓜K413杂交 F_2 群体构建甜瓜遗传图谱, 并对甜瓜果实及种子等性状进行QTL分析, 为这些位点的进一步精细定位与基因解析奠定基础。

1 材料和方法

1.1 研究材料

甜瓜作图亲本材料安农二号和哈密瓜K413由新疆国家瓜类工程技术研究中心提供。安农二号由林德佩教授于1986年从日本引进, 优质高产, 兼抗

白粉病、蔓割病、病毒病、霜霉病和枯萎病等多种病害,果实呈圆形,白皮白肉有网纹,小果型厚皮甜瓜(15 cm×12 cm),种子小。K413 为典型的哈密瓜类型甜瓜,植株抗病性差,果实椭圆形,黄皮黄肉,口感脆,瓜型大(30 cm×16 cm)及种子均较大。田间种植抗病甜瓜材料安农二号、哈密瓜K413,开花前一天将雌花去雄,雌花雄花分别套袋,第二天早晨授粉并标记。待甜瓜成熟后收取F₁ 单瓜种子。次年将F₁ 种植自交获得F₂。种植F₂群体用于分子标记分析,并自交收单瓜进行性状鉴定,其中 143 株用于遗传图谱的构建与QTL定位。

1.2 甜瓜遗传图谱的建立

1.2.1 甜瓜基因组 DNA 的提取

田间种植安农二号、哈密瓜K413 及其F₁、F₂个体,20 d后分别取直径小于 5 cm甜瓜幼嫩叶片样品,标记后液氮速冻,储存于-80℃待用。基因组DNA提取的方法参照改进的CTAB法^[18]。琼脂糖凝胶电泳检测提取甜瓜DNA的质量与浓度,将其稀释至 100 ng/μL待用。

1.2.2 甜瓜亲本间多态性标记的筛选

设计并使用 15×14 个AFLP引物组合对甜瓜材料安农二号和K413 基因组DNA进行AFLP实验。引物序列见表 1, AFLP方法参考文献^[19],酶切反应

体系调整至 20 μL; AFLP 选择性扩增后,通过变性 PAGE 测序胶电泳,银染方法检测电泳结果。统计电泳结果,用 0 表示无条带,1 表示有条带。选择呈现数目较多且清晰多态性条带的引物组合,进行甜瓜遗传图谱的构建。

简单重复序列(SSR)分子标记参考已发现不同连锁群上的SSR标记:CMXX^[20]、CMBR^[21]、CMXXN^[22]和MU12(Cucurbit Genomics Database, <http://www.icugi.org>),合成引物对亲本进行PCR扩增,反应条件根据不同引物的退火温度不同作出调整。扩增结果通过测序胶PAGE电泳加以检测。

序列标签位点(STS)包括 *Vat*、MRGH5 和 MRGH63B,其扩增引物与检测方法参考Wang等^[23]。甜瓜性状位点包括来源于安农二号的抗白粉病基因 *Pm-AN*^[23]和果肉颜色基因 *Flesh*。

1.2.3 多态性分子标记的检测与分析

将筛选获得的多态SSR和AFLP分子标记在F₂中进行检测,记录在分子标记有带与无带情况。显性标记与父本K413 表现相同用C表示,隐形与母本安农相同用A表示,显性标记与母本相同用D表示,隐形与父本相同用B表示,共显性标记杂合体用H表示,如数据缺失用“-”表示。标记用“引物组合+标记序号”的方法进行命名。

1.2.4 农艺性状鉴定

对父本、母本及遗传分离群体进行农艺性状的鉴定,以对控制该性状的基因进行定位。甜瓜果肉颜色鉴定采用对授粉后 45 d 的成熟甜瓜直接观察,黄色果肉与父本 K413 相同用字母 C 表示,白色果肉同母本安农二号,用字母 A 表示。对甜瓜果实硬度进行测定,首先将甜瓜果肉从最软、较软、较硬、最硬分为 4 级,分别用 1、2、3、4 表示,通过手指触觉及口感加以判断。甜瓜果实糖度用手持折光糖度计测量,距离果皮 0.5~1 cm 处取样测量值为边糖,果肉靠近中心处取样测量值为心糖,糖度测量结果精确到 0.1%。甜瓜果实大小通过测量果实长与宽来表示,数值精确到 0.1 cm。由于厚皮甜瓜果实变异主要表现在长宽比变化较大,因此将长宽比作为果实形状的指标。甜瓜种子大小通过用扫描仪 uniscan c880 对甜瓜种子进行扫描,在 Photoshop 软件上将图像放大,用测量工具进行长与宽的测量 30 粒种子

表 1 AFLP 选择性扩增引物表

引物名称	选择性碱基	引物名称	选择性碱基
E1	E-AAC	M1	M-CAA
E2	E-AAG	M2	M-CAC
E3	E-ACA	M3	M-CAG
E4	E-ACT	M4	M-CAT
E5	E-ACC	M5	M-CTA
E6	E-ACG	M6	M-CTC
E7	E-AGC	M7	M-CTG
E8	E-AGG	M8	M-CTT
E9	E-AT	MA	M-CCT
EA	E-AGT	MB	M-CGT
EB	E-ATT	MC	M-CCA
EC	E-ATC	MD	M-CGA
ED	E-ATG	ME	M-CGC
EE	E-AGA	MF	M-CCG
EF	E-AAT		

数据, 并取其平均值, 单位精确到 0.01 cm。用种子的长宽比作为种子形状的指标。种子重量通过取单瓜饱满种子 30 粒用电子天平称重, 精确到 0.0001 g, 数据测量两组, 取其平均值用于 QTL 分析。

1.2.5 建立甜瓜分子遗传图谱

使用Mapmaker v3.0 软件对获得分子标记数据进行分析^[24]。首先用group命令对标记进行分群($LOD=3.5$, 最大图距 50 cM), 用three命令进行标记 3 点检测, 用order命令进行排序, 用try命令插入标记, ripple命令选择最优排序, 最后绘制连锁图谱。

1.2.6 利用遗传图谱对甜瓜质量性状与数量性状进行遗传定位

在安农二号×哈密瓜K413 的 F_2 作图群体中, 果肉颜色表现为红色果肉与白色果肉, 用Mapmaker软件对果肉颜色性状在 F_2 中的分离数据进行分析。甜瓜果实大小与长宽比、硬度、糖度以及种子大小与形状、重量受多基因控制, 用数量性状作图的方法对其进行遗传分析。首先在mapmaker建立甜瓜分子遗传图的基础上, 用WinQTLCart2.5 进行QTL遗传分析^[25]。采用复合区间作图的方法, 选用 1 cM的步长, 窗口大小为 10.00 cM, 模式 6, 背景标记为 5。用 LOD 值 2.5 为阈值判断QTL的存在, 当 $LOD>2.5$ 时, 认为该区间 LOD 值最高处所对应的位点为该性状的 1 个QTL。根据 Stuber 等^[26]的方法, 用 DR 比值

($DR=|d/a|$) 确定每个QTL的基因效应类型, 当 $DR<0.2$ 时, 为加性; 当 $0.2<DR<0.8$ 时, 为部分显性; 当 $0.8<DR<1.2$, 为显性; 当 $DR>1.2$ 时, 为超显性。

2 结果与分析

2.1 甜瓜 AFLP 与 SSR 分子标记的筛选

AFLP 不同引物组合在亲本间多态条带数目相差很大, 空白为多态性较低因而未选用构建遗传图谱的引物组合(表 2)。选用的 36 对 AFLP 引物组合, 共产生清晰的多态性条带 148 条, 平均每对引物产生 4.11 条多态条带。148 个 AFLP 标记位点中 12 个表现为共显性标记, 比例为 9.38%, 剩余 136 个显性位点中, 分别有 68 个在父本中表现显性, 68 个在母本中表现显性, 各为 50%。共筛选 SSR 分子标记 38 个, 表现多态分子标记有 16 个, 多态性比例为 42.11%, 其中 15 个 SSR 标记已有定位报道, 用于作图的 SSR 标记有第 II 连锁群的 CMBR8, 第 III 连锁群的 CMTA170a 和 CMCT170b, 第 IV 连锁群的 CMBR140, 第 V 连锁群的 CMBR123、MU12、CMCTN2 和 CMGAN3, 第 VI 连锁群的 CMBR39, 第 VII 连锁群的 CMBR21, 第 VIII 连锁群的 CMBR79, 第 IX 连锁群的 CMATN22, 第 X 连锁群的 CMGA165 和 CMGA172a, 第 XI 连锁群的 CMGA104; 这些 SSR 标记可以作为锚定位点将本研究建立的连锁群与国际上发表的其他遗传图的连锁群相对应。

表 2 在甜瓜亲本间筛选多态 AFLP 分子标记用于构建遗传图谱

引物	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	EA	EB	EC	ED	EE	EF	合计
M1																0
M2																0
M3																0
M4			3													3
M5						2										2
M6		6						5			4	4	2			21
M7			4							4	3		3			14
M8		9		8		4					3		9	6	6	45
MA		9								4	6		3		1	23
MB												2			4	6
MC		1	3							1		5			6	16
MD										3						3
ME	2	3							5							10
MF									2				3			5
合计	2	28	10	8	0	6	0	5	7	12	16	11	20	6	17	148

2.2 甜瓜遗传图谱的构建

对 171 个遗传标记在 F_2 中进行分离个体检测, 对数据进行分析构建遗传图谱。得到包含 12 个连锁群、142 个标记的遗传图谱, 其中包括 121 个 AFLP 标记、16 个 SSR 标记、3 个 STS 标记、2 个性状标记, 连锁群总长度为 1 014.2 cM。标记间平均距离为 7.14 cM, 每个连锁群上的标记数在 2~23 个之间, 连锁群长度在 15.8~168.4 cM 范围内。实验中分析的 171 个标记, 有 29 个未进入连锁群, 其中包括 27 个 AFLP 标记、2 个 STS 标记。在 12 个连锁群中, 从 C2 到 C11 的 10 个连锁群中分别包含 1~2 个 SSR 锚定标记, 可分别将其与已发表的甜瓜第 II 到第 XI 连锁群相对应。标记出现 20~30 cM 的间隙 8 处、30~40 cM 的间隙 5 处、40 cM 以上的间隙 2 处(表 3)。

经 χ^2 检验, 19 个标记在 0.05 水平上表现偏分离, 偏分离标记的频率为 11.1%。其中 15 个标记在连锁群中定位, 分布在 4 个区域, 位于 4 个不同的连锁群。有 10 个标记偏分离达到极显著水平, 均位于第 5 连锁群。其余 5 个偏分离标记中 CMBR123 也位于第 5 连锁群, NE9B 与 N7AB 位于第 10 连锁群, N8FA 位于第 2 连锁群, NABE 位于第 4 连锁群。位于第 5 连锁群的 11 个标记和第 2 连锁群的标记 N8FA 偏向母本, 另外 2 个连锁群的 3 个标记偏向父本。

2.3 甜瓜果实、种子性状的 QTL 定位

甜瓜 F_1 果肉均表现为红色, 因此红色果肉为显性。果肉颜色等性状在 F_2 中发生分离, 在 F_2 群体中红色果肉与白色果肉之比为 101:41, 符合 3:1 的分离比 ($\chi^2=1.13$); 基因定位结果显示控制果肉颜色基因 *Flesh* 位于第 9 连锁群 27.5 cM 处, AFLP 分子标记 NDAA 与 NCFA 之间(图 1), 与标记 NDAA 和 NCFA 之间的遗传距离分别为 12.8 cM 和 7.4 cM。

甜瓜种子大小、形状、千粒重以及果实大小、

长宽比、果实糖度、硬度性状在 F_2 中呈连续分布, 表现为数量性状控制。利用新获得的遗传图谱对甜瓜果实与种子相关性状进行 QTL 定位, 在 *LOD* 为 2.5 水平上, 共得到 25 个 QTL(表 4), 分别分布在 C2 到 C10 共 9 个连锁群上。其中种子长、宽、形状、千粒重 QTL 分布在 C2、C5、C7、C8、C9、C10 等 6 个连锁群, 果实大小与长宽比 QTL 分布在 C2、C5、C6、C7、C8 等 5 个连锁群。甜瓜心糖与边糖性状各检测到 1 个 QTL, 分别位于 C4 和 C3 连锁群。甜瓜果肉硬度 QTL 位于 C2 连锁群。

在 QTL 检测结果中, 不同性状的 QTL 存在聚集分布的特点(图 2)。位于 C2 连锁群标记 NBCA 与 N62D 之间有 QTLs *Sw2.1*、*Swt2.1*、*Fs2.1*, 分别控制种子宽、千粒重和果实长宽比, 加性效应均为负值, 分别可解释表型变异的 7%、7%、10%。位于 C5 连锁群标记 NCA-N73C 之间检测到 QTLs *Sl5.1*、*Sw5.1*、*Swt5.1*, 分别控制种子长、宽与千粒重, 分别可解释表型变异的 17%、19% 和 23%。位于 C7 连锁群上的 QTLs *Ss7.1*、*Fl7.1*、*Fs7.1* 分别控制种子形状、果实长度、果实长宽比, 分别可解释表型变异的 7%、21%、13%。位于 C8 连锁群标记 N73A 与 NFDA 间的 QTLs *Sw8.1*、*Ss8.1*、*Swt8.1* 分别控制种子的宽、形状、千粒重, 分别可解释表型变异的 13%、17%、7%, 其中 *Sw8.1* 与 *Swt8.1* 的加性效应为负值, *Ss8.1* 的加性效应为正值。位于 C9 连锁群标记 N82E-*Flesh* 间的 QTLs *Sl9.1*、*Ss9.1*、*Swt9.1* 分别控制种子的长、形状、千粒重, 分别解释表型变异的 20%、18%、8%, 加性效应均为负值。位于 C2 连锁群标记 N6CC-CMBR8 间的 QTLs *Fw2.1* 和 *Fs2.2* 分别控制果实宽与果实长宽比, 可解释表型变异的 10% 和 6%, 位于 C7 连锁群标记 N6BC-NCDD 之间的 QTLs *Fl7.1*、*Fs7.1* 控制果实的长与果实长宽比, 可解释表型变异的 21% 与 13%。位于 C8 连锁群标记 NFDC-N8FC

表 3 甜瓜分子遗传图谱统计数据

连锁群	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	总计
长度	36.9	65.6	132.5	87.1	168.4	131.8	15.8	83.1	93.8	134.6	30.2	34.6	1 014.2
标记数	7	10	17	10	23	15	5	16	11	22	2	4	142
标记间距	5.26	6.57	7.79	8.71	7.32	8.79	3.15	5.2	8.53	6.12	15.1	8.65	7.14
偏分离标记数	0	1	0	1	11	0	0	0	0	2	0	0	15
锚定 SSR 标记	0	1	2	1	5	1	1	1	1	2	1	0	16
定位 QTL 数量	0	6	1	1	4	1	3	5	3	1	0	0	25

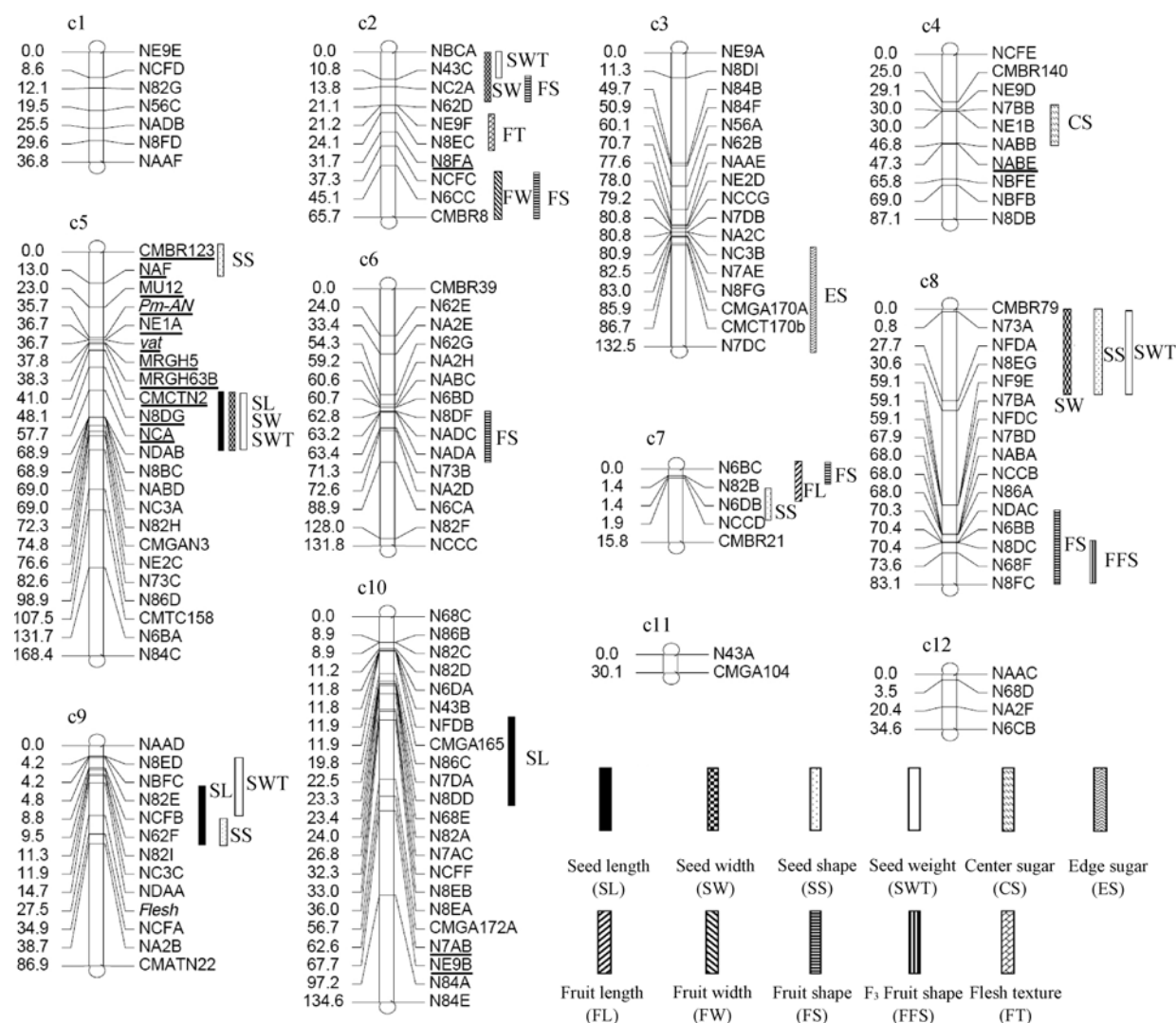


图 1 甜瓜遗传图谱及果实与种子性状 QTL 定位示意图

不同 QTL 位点用在连锁群旁边用柱形指示, 下划线示意发生偏分离的分子标记。

间的 $F_{8.1}$ 和 $F_{3.8.1}$ 均控制果实性状, 分别在 F_2 和 F_3 中检测得到, 分别解释表型变异的 25% 和 19%。

3 讨论

由于 SSR 与 AFLP 分子标记的重复性、可靠性与多态性均比较高, 已有的甜瓜遗传图谱的构建多选用 AFLP 分子标记 [27,28] 和 SSR 分子标记 [29]。本研究以多态性较高的 AFLP 分子标记为主, 以 SSR 标记为补充和锚定引物, 构建甜瓜分子遗传图谱。本研究用 AFLP 多态性分子标记为 4.11 个/引物组合, 略高于 Wang 等 [25] 使用 MR-1 × Ananas Yokneum (AY) 杂交分离群体构建遗传图谱的多态性水平 3.9 个/引物组

合。SSR 标记在双亲中检测到多态性的比例为 42.11%, 低于 Harel-Beja 等 [28] 和 Danin-Poleg 等 [3] 分别在亲本 PI414723 × Dulce 中使用 SSR 标记的多态性比例 (55% 与 52%)。DNA 分子标记在亲本中多态性的高低主要取决于选用实验材料的遗传背景的差异大小, AFLP、RAPD 和 SRAP 等标记的多态性还与检测方法的灵敏度及选择多态性条带的标准高低有关。

本研究中构建的甜瓜分子遗传图谱, 共包含 12 个连锁群, 其中 C2 到 C11 共 10 个连锁群各包含 1 个以上锚定 SSR 标记, 从而将本研究中的连锁群与国际上已构建的甜瓜遗传图谱中第 II 连锁群到第 XI 连锁群分别对应 [30], 因此本研究发现的基因位点可

表 4 甜瓜果实与种子数量性状分析结果

性状	名称	区间位置	LOD	加性效应(<i>a</i>)	显性效应(<i>d</i>)	贡献率R ² (%)	<i>d/a</i>
种子长度	<i>Sl5.1</i>	NCA-N73C 68.7 cM	6.60	-3.37	1.25	17	0.37
	<i>Sl9.1</i>	NDAA-NA2B 22.9 cM	7.69	-4.11	2.99	20	0.73
	<i>Sl10.1</i>	N8EA-NE9B 57.7 cM	3.40	-2.27	-0.59	8	0.26
种子宽度	<i>Sw2.1</i>	N43C-N62D 15.9 cM	2.79	-0.18	-1.37	7	7.61
	<i>Sw5.1</i>	NCA-N73C 68.7 cM	7.16	-1.84	-0.61	19	0.33
	<i>Sw8.1</i>	N73A-NFDA 8.2 cM	4.40	-1.61	-0.45	13	0.28
种子形状	<i>Ss5.1</i>	CMBR123-NAF 0.9 cM	3.30	0.06	-0.05	8	0.83
	<i>Ss7.1</i>	NCCD 2.7 cM	3.14	-0.05	0.06	7	1.2
	<i>Ss8.1</i>	N73A-NFDA 15.6 cM	5.16	0.08	-0.02	17	0.25
	<i>Ss9.1</i>	Flesh-NA2B 50.4 cM	4.45	-0.07	-0.01	18	0.14
种子重量	<i>Swt2.1</i>	NBCA-N43C 2.7 cM	2.74	-2.00	2.53	7	1.27
	<i>Swt5.1</i>	NCA-N73C 64.1 cM	8.88	-3.1	1.06	23	0.34
	<i>Swt8.1</i>	N73A-NFDA 1.8 cM	2.70	-1.82	0.13	7	0.07
	<i>Swt9.1</i>	N82E-Flesh 21.1 cM	3.01	-2.35	2.56	8	1.09
果实长宽比	<i>Fs2.1</i>	N43C-N62D 16.9 cM	4.40	-0.01	-0.09	10	9
	<i>Fs2.2</i>	N6CC-CMBR8 65 cM	2.64	-0.07	0.02	6	0.29
	<i>Fs6.1</i>	NADA-N6CA 74.2 cM	3.43	-0.07	0.01	8	0.14
	<i>Fs7.1</i>	N6BC-NCCD 1.8 cM	2.65	-0.05	0.02	13	0.4
	<i>Fs8.1</i>	NFDC-N8FC 69.6 cM	9.60	-0.12	0.06	25	0.5
果实长度	<i>Fl7.1</i>	N6BC-NCDD 0.9 cM	3.11	-0.50	0.99	21	1.98
果实宽度	<i>Fw2.1</i>	N6CC-CMBR8 64.1 cM	3.72	0.53	0.26	11	0.49
F ₃ 果实长宽比	<i>F3s8.1</i>	N8DC-N8FC 78.8 cM	5.13	-0.13	-0.04	19	0.31
果实心糖	<i>Cs4.1</i>	NE1B-NABB 46.7 cM	2.57	-0.89	1.93	11	2.17
果实边糖	<i>Es3.1</i>	CMCT170b-7DC 122.7 cM	2.89	-0.28	4.14	56	14.79
果肉硬度	<i>Fr2.1</i>	N8EC-NCFC 30.5 cM	3.23	-0.42	0.09	12	0.21

以与国际上其他学者的结果进行比较。该遗传图谱的标记间平均遗传距离为 7.14 cM, 小于 10 cM, 可以用于QTL定位研究。遗传图的 12 个连锁群包含的分子标记数目差异较大, 从C11 连锁群的 2 个标记到C5 连锁群的 23 个标记, 而且分子标记存在聚集现象。由于本图谱的构建以EcoR I -Mse I AFLP 为主, 标记酶切位点含TTAA与AATT, 位点多聚集在着丝粒两侧甲基化较高的重复序列区域, 因此容易发生标记的聚集分布^[31]。

偏分离现象在遗传分析中普遍存在。实验中所用的偏分离标记的频率为 11.1%, 分布在 4 个不同的区域, 其中偏向父本和偏向母本的区域各两个。然而在C5 连锁群的偏分离标记数量多且显著, 该区域偏向具有白粉病、枯萎病等多种病害抗性的亲本安农二号, 经分析发现该偏分离区域含多个抗病基因, 其同源区域在已进行基因组测序的黄瓜中发现含有 12 个抗病基因同源序列^[32]。Wang等^[25]在构建甜瓜遗传图谱中也报道了标记向抗病品种偏分离

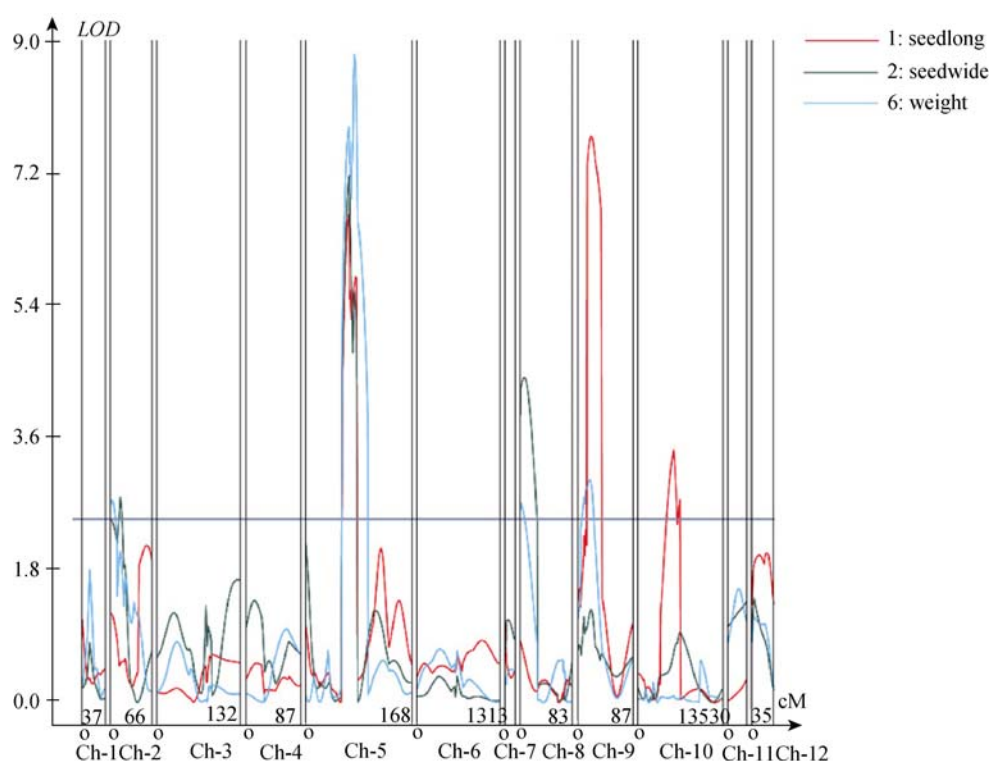


图 2 甜瓜种子长、宽、千粒重性状 QTL 分析图

图中位于 C9(Ch-9)连锁群的 QTL 控制种子的长(红)和千粒重(蓝), 位于 C5(Ch-5)连锁群的 QTL 同时控制种子的长、宽(黑)和千粒重, 位于 C10(Ch-10)连锁群的 QTL 仅影响种子的宽度。

的现象, 偏向抗病品种 MR-1 与感病品种 AY 的标记比例为 26:7。目前的研究一般认为, 偏分离由配子体或孢子体不同发育阶段基因型选择所造成。本研究中严重偏分离的分子标记与抗病基因位于共同区域, 由于实验中并未发生病害胁迫, 我们认为偏分离并非由抗病基因直接作用, 推测具有竞争力的偏分离基因与抗病基因密集区连锁, 因此在抗病品种中得以选择保存, 具有竞争力的偏分离基因在自然杂交的条件下具有很大的选择优势, 而感病品种经过多年的人工选择, 具有竞争力的偏分离基因在人工选育而非自然竞争的环境下易于丢失, 因此标记偏向抗病亲本。

在甜瓜种子相关性状的基因定位研究方面, 仅有关于种皮颜色以及松针形种子(pine seed shape^[30])两个性状的基因位点的研究报道。本研究中种子长、宽、形状以及千粒重均受多基因控制, 在 LOD 阈值为 2.5 条件下, 各检测到 3、3、4、4 个 QTLs。其中位于 C5 连锁群中间位置存在一个 QTL 位点显著且同时影响种子的长、宽与千粒重(图 2)。该位点 DR 值

分别为 0.37、0.33、0.34, 表现为部分显性, 可解释表型变异的为 17~23%(表 4); 加性为负值, 即来自安农二号的等位基因可以明显抑制大小与重量。分析表明位于 C9 连锁群标记 NDAA 与 NA2B 之间的 QTL 显著影响种子伸长(贡献率 20%), 从而影响种子的形状与重量, 该位点对种子的宽没有作用。与之相反, 位于 C8 连锁群标记 N73A 与 NFDA 之间的 QTL 通过影响种子的宽度从而影响种子的性状与重量, 这些基因位点的发现利于有目的改造甜瓜种子大小。此外 C2 连锁群存在影响种子宽与重量的 QTL, 该 QTL 与影响果实性状的 QTL *Fs2.1* 位于同一位置; C7 连锁群影响种子性状的 QTL *Ss7.1* 位于果实长与果实性状的 QTL 附近, 控制甜瓜种子形状与果实长宽比的 QTL 是否相关有待进一步验证。

在许多作物中, 果实形状的遗传效应很明显, 多数 QTL 受环境影响较小^[33]。已有果实形状主效 QTL 通过定位克隆的方法成功分离^[34]。控制甜瓜果实大小与性状的基因也已有 QTL 定位报道, 目前没有相关基因获得克隆。本研究发现控制果实长宽比

的 5 个 QTLs(表 4), 其中 *Fs2.1* 和 *Fs2.2* 位于 C2 连锁群, *Fs6.1*、*Fs7.1* 与 *Fs8.1* 分别位于 C6、C7 和 C8 连锁群。其中位于标记 N6CC-CMBR8 之间的 *Fs2.2* 与控制果实宽的 QTL *Fw2.1* 位于同一位点, 该位点的功能基因通过影响果实的宽度影响果实的长宽比。第 II 连锁群存在的影响果实长宽比的基因最早于 1967 年报道^[35], Wall 在遗传分析中发现果实长宽比基因与雄花两性花同株基因(*a*)有连锁关系。此后不同学者使用不同作图群体在该连锁群发现控制果实长宽比的 QTL^[6,28,36,37], 该 QTL 的普遍存在表明其遗传力变异较为广泛且遗传力较强, 因此该基因可用于甜瓜果实形状的改良。

研究结果表明位于 C7 连锁群的标记 N6BC-NCDD 之间的 QTLs *Fl1.1* 和 *Fs7.1* 影响果实的长度, 对果实的宽度没有影响(表 4)。前人在其对应的第 VII 连锁群发现控制甜瓜子房长度与子房形状的 QTL^[36], Paris 等^[6]也在 VII 连锁群发现 QTL 控制甜瓜果实形状。位于 C8 连锁群的 QTL *Fs8.1* 在 F_2 和 F_3 果实测量数据分析结果中均被检测到, 该位点贡献率最高, 解释表型变异 25%, 也表现为部分显性。位于第 VIII 连锁群的 QTL 也在多个遗传群体被报道^[4,28,36,37]。本研究发现位于 C6 连锁群的 QTL *Fs6.1* 影响甜瓜果实长宽比, Eduardo 等^[37]和 Paris^[6]等报道了第 VI 连锁群存在果实长宽比 QTL, Moreno 等^[10]利用近等基因系将影响甜瓜长宽比的 QTL *fs6.4* 进一步定位在第 VI 连锁群中部位置, 来自亲本 'Songwan Charmi' 的等位基因促使形成圆形且增大的甜瓜果实。

甜瓜果实形状表现出较高的遗传力, 果实形状往往在果实发育早期就已决定, 而甜瓜的糖度则遗传力较低且易受环境因素影响^[37]。这主要由于甜瓜果实糖分主要在果实发育后期积累, 受温度、光照、果实发育期、病害等多因素影响。本研究发现控制甜瓜果实心糖与边糖的 QTL 各 1 个, 分别位于 C4 连锁群与 C3 连锁群。在甜瓜果实糖度 QTL 定位结果中, 位于第 III 连锁群 QTL 在不同遗传群体中均有发现^[4,28,37]。本研究在 C4 连锁群检测到甜瓜心糖 QTL *Cs4.1*, 该位点 LOD 值(2.57)与贡献率(11%)均不太高, 有研究报道仅在甜瓜果实葡萄糖含量的 QTL 中发现 *glu4.1* 位于第 IV 连锁群^[28], 而甜瓜糖度主要是蔗糖含量不同而有所差异。甜瓜糖度的性状受环境条件影响较大, 因而本研究发现的糖度相关 QTLs 数目较

少, 对果实糖度分析需要严谨的实验条件并选用可重复的作图群体如重组自交系群体。

一般认为甜瓜果肉颜色受两个基因控制: 绿肉基因^[38]和白肉基因^[39]。其中白肉基因对绿肉基因具有显性上位作用: $wf^+/-/gf^+$ 和 $wf^+/-/gf^-$ 为红肉, $wfwf/gf^+$ 为白肉, $wfwf/gf^-$ 为绿肉。2002 年 Perin 等^[30]将绿肉基因 *gf* 定位在第 IX 连锁群, 2004 年 Monforte 等^[4]认为定位于第 VIII 连锁群的位点 *gfc1.1* 与绿肉基因 *gf* 相对应, 而 Perin 等^[30]人的研究将 *wf* 位点判断为 *gf* 位点; Monforte 等^[4]分别在第 III、VI、VII 连锁群发现控制甜瓜红肉的 QTL。本研究发现的控制甜瓜红/白肉的基因位点 *Flesh* 位于 C9 连锁群中部, 该位点与双基因假说中的 *wf* 基因有很好的对应关系。位于第 IX 连锁群发现控制红/白肉位点在其他遗传群体中也有报道, 该位点与 β -胡萝卜素代谢途径有关^[7,29]。

一般根据果实是否存在乙烯爆发与呼吸跃变将甜瓜分为呼吸跃变型和非呼吸跃变型两大类^[40], 乙烯促使果实软化、产生香味、生成离层等一系列成熟反应。本研究使用软肉型甜瓜安农二号 \times 哈密瓜 K413 分离群体定位检测到位于 C2 连锁群的控制甜瓜果肉硬度的 QTL *Fr2.1*。Perin 等^[41]使用 Cantaloupe Charentais \times PI 161375 的分离群体在与 C2 连锁群对应的第 II 连锁群检测到控制乙烯含量的 QTL *eth2.1*。2008 年 Moreno 等^[9]用 PI 161375 \times Piel de Sapo 群体在第 II 连锁群对应位置发现控制果实硬度的 QTL *ff2.2*。由此推测第 II 连锁群存在基因位点调控乙烯水平从而影响果实软化。

参考文献(References):

- [1] Arumuganathan K, Earle ED. Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Mol Biol Rep*, 1991, 9(3): 208–218. DOI
- [2] Harel-Beja R, Tzuri G, Portnoy V, Lotan-Pompan M, Lev S, Cohen S, Dai N, Yeselson L, Meir A, Libhaber SE, Avisar E, Melame T, van Koert P, Verbakel H, Hofstede R, Volpin H, Oliver M, Fougadoire A, Stalh C, Fauve J, Copes B, Fei Z, Giovannoni J, Ori N, Lewinsohn E, Sherman A, Burger J, Tadmor Y, Schaffer AA, Katzir N. A genetic map of melon highly enriched with fruit quality QTLs and EST markers, including sugar and carotenoid metabolism genes. *Theor Appl Genet*, 2010, 121(3): 511–533. DOI

- [3] Danin-Poleg Y, Tadmor Y, Tzuri G, Reis N, Hirschbery J, Katzir N. Construction of a genetic map of melon with molecular markers and horticultural traits, and localization of genes associated with ZYMV resistance. *Euphytica*, 2002, 125(3): 373–384. [DOI](#)
- [4] Monforte AJ, Oliver M, Gonzalo MJ, Alvarez JM, Dolcet-Sanjuan R, Arús P. Identification of quantitative trait loci involved in fruit quality traits in melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 2004, 108(4): 750–758. [DOI](#)
- [5] Zalapa JE, Staub JE, McCreight JD, Chung SM, Cuevas H. Detection of QTL for yield-related traits using recombinant inbred lines derived from exotic and elite US Western Shipping melon germplasm. *Theor Appl Genet*, 2007, 114(7): 1185–1201. [DOI](#)
- [6] Paris MK, Zalapa JE, McCreight JD, Staub JE. Genetic dissection of fruit quality components in melon (*Cucumis melo* L.) using a RIL population derived from exotic x elite US Western Shipping germplasm. *Mol Breed*, 2008, 22(3): 405–419. [DOI](#)
- [7] Cuevas HE, Staub JE, Simon PW, Zalapa JE, McCreight JD. Mapping of genetic loci that regulate quantity of beta-carotene in fruit of US Western Shipping melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 2008, 117(8): 1345–1359. [DOI](#)
- [8] Cuevas HE, Staub JE, Simon PW, Zalapa JE. A consensus linkage map identifies genomic regions controlling fruit maturity and beta-carotene-associated flesh color in melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 2009, 119(4): 741–756. [DOI](#)
- [9] Moreno E, Obando JM, Dos-Santos N, Fernández-Trujillo JP, Monforte AJ, Garcia-Mas J. Candidate genes and QTLs for fruit ripening and softening in melon. *Theor Appl Genet*, 2008, 116(4): 589–602. [DOI](#)
- [10] Moreno E, Fernández-Silva I, Eduardo I, Mascarell A, Álvarez JM, Caño A, Monforte AJ. Agronomical, genetic and developmental characterization of *fs6.4*: a Quantitative Trait Locus controlling melon fruit shape. In: Pitrat M, ed. Cucurbitaceae 2008. Proceedings of the IXth EUCARPIA meeting on genetics and breeding of Cucurbitaceae. Avignon: INRA, 2008: 101–108. [DOI](#)
- [11] Joobeur T, King JJ, Nolin SJ, Thomas CE, Dean RA. The fusarium wilt resistance locus *Fom-2* of melon contains a single resistance gene with complex features. *Plant J*, 2004, 39(3): 283–297. [DOI](#)
- [12] Taler D, Galperin M, Benjamin I, Cohen Y, Kenigsbuch D. Plant *εR* genes that encode photorespiratory enzymes confer resistance against disease. *Plant Cell*, 2004, 16(1): 172–184. [DOI](#)
- [13] Pauquet J, Burget E, Hagen L, Chovelon V, Le Menn A, Valot N, Desloire S, Caboche M, Rousselle P, Pitrat M, Bendahmane A, Dogimont C. Map-based cloning of the *Vat* gene from melon conferring resistance to both aphid colonization and aphid transmission of several viruses. In: Proc Cucurbitaceae 2004, 8th Eucarpia Meeting on Cucurbit Genetics and Breeding. Olomouc, 2004: 325–329. [DOI](#)
- [14] Nieto C, Morales M, Orjeda G, Clepet C, Monfort A, Sturbois B, Puigdomènech P, Pitrat M, Caboche M, Dogimont C, Garcia-Mas J, Aranka MA, Bendahmane A. An *eIF4E* allele confers resistance to an uncapped and non-polyadenylated RNA virus in melon. *Plant J*, 2006, 48(3): 452–462. [DOI](#)
- [15] Dogimont C, Chovelon V, Tual S, Boissot N, Rittener V, Giovinazzo N, Bendahmane A. Molecular determinants of recognition specificity at the aphid and powdery mildew *Vat/Pm-W* resistance locus in melon. In: XIII International Congress MPMI. Sorrento, 2007: 375. [DOI](#)
- [16] Boualem A, Fergany M, Fernandez R, Troadec C, Martin A, Morin H, Sari MA, Collin F, Flowers JM, Pitrat M, Purugganan MD, Dogimont C, Bendahmane A. A conserved mutation in an ethylene biosynthesis enzyme Leads to andromonoecy in melons. *Science*, 2008, 321(5890): 836–838. [DOI](#)
- [17] Martin A, Troadec C, Boualem A, Rajab M, Fernandez R, Morin H, Pitrat M, Dogimont C, Bendahmane A. A transposon-induced epigenetic change leads to sex determination in melon. *Nature*, 2009, 461(7267): 1135–1138. [DOI](#)
- [18] Porebski S, Bailey LG, Baum BR. Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components. *Plant Mol Biol Rep*, 1997, 15(1): 8–15. [DOI](#)
- [19] Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, van de Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M, Zabeau M. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res*, 1995, 23(21): 4407–4414. [DOI](#)
- [20] Danin-Poleg Y, Reis N, Tzuri G, Katzir N. Development and characterization of microsatellite markers in *Cucumis*. *Theor Appl Genet*, 2001, 102(1): 61–72. [DOI](#)
- [21] Ritschel PS, Lins TC, Tristan RL, Buso GSC, Buso JA, Ferreira ME. Development of microsatellite markers from an enriched genomic library for genetic analysis of melon (*Cucumis melo* L.). *BMC Plant Biol*, 2004, 4: 9. [DOI](#)
- [22] Gonzalo MJ, Oliver M, Garcia-Mas J, Monfort A, Dolcet-Sanjuan R, Katzir N, Arús P, Monforte AJ. Simple-sequence repeat markers used in merging linkage maps of melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 2005,

- 110(5): 802–811. [DOI](#)
- [23] Wang XL, Li G, Gao XW, Xiong LM, Wang WL, Han R. Powdery mildew resistance gene (*Pm-AN*) located in a segregation distortion region of melon LGV. *Euphytica*, 2011, 180(3): 421–428. [DOI](#)
- [24] Lander ES, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly MJ, Lincoln SE, Newburg LA. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1(2): 174–181. [DOI](#)
- [25] Wang S, Basten CJ, Zeng ZB. Windows QTL Cartographer 2.5. (<http://www.statgen.ncs.u.edu/qtldcart/WQTLCart.htm>). Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh. N. C. 2006. [DOI](#)
- [26] Stuber CW, Edwards MD, Wendel JF. Molecular marker-facilitated investigation of quantitative trait loci in maize: II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci*, 1987, 27(4): 639–648. [DOI](#)
- [27] Wang YH, Thomas CE, Dean RA. A genetic map of melon (*Cucumis melo* L.) based on amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Theor Appl Genet*, 1997, 95(5–6): 791–798. [DOI](#)
- [28] Harel-Beja R, Tzuri G, Portnoy V, Lotan-Pompan M, Lev S, Cohen S, Dai N, Yeselson L, Meir A, Libhaber SE, Avisar E, Melame T, van Koert P, Verbakel H, Hofstede R, Volpin H, Oliver M, Fougédoire A, Stalh C, Fauve J, Copes B, Fei Z, Giovannoni J, Ori N, Lewinsohn E, Sherman A, Burger J, Tadmor Y, Schaffer AA, Katzir N. A genetic map of melon highly enriched with fruit quality QTLs and EST markers, including sugar and carotenoid metabolism genes. *Theor Appl Genet*, 2010, 121(3): 511–533. [DOI](#)
- [29] Fukino N, Ohara T, Monforte AJ, Sugiyama M, Sakata Y, Kuniyama M, Matsumoto S. Identification of QTLs for resistance to powdery mildew and SSR markers diagnostic for powdery mildew resistance genes in melon (*Cucumis melo* L.). *Theor Appl Genet*, 2008, 118(1): 165–175. [DOI](#)
- [30] Périn C, Hagen LS, de Conto V, Katzir N, Danin-Poleg Y, Portnoy V, Baudracco-Arnas S, Chadoeuf J, Dogimont C, Pitrat M. A reference map for *Cucumis melo* based on two recombinant inbred line populations. *Theor Appl Genet*, 2002, 104(6–7): 1017–1034. [DOI](#)
- [31] Bert PF, Charmet G, Sourdille P, Hayward MD, Balfourier F. A high-density molecular map for ryegrass (*Lolium perenne*) using AFLP markers. *Theor Appl Genet*, 1999, 99(3–4): 445–452. [DOI](#)
- [32] Huang SW, Li RQ, Zhang ZH, Li L, Gu XF, Fan W, Lucas WJ, Wang XW, Xie BY, Ni PX, Ren YY, Zhu HM, Li J, Lin K, Jin WW, Fei ZJ, Li GC, Staub J, Kilian A, van der Vossen EAG, Wu Y, Guo J, He J, Jia ZQ, Ren Y, Tian G, Lu Y, Ruan J, Qian WB, Wang MW, Huang QF, Li B, Xuan ZL, Cao JJ, Asan, Wu ZG, Zhang JB, Cai QL, Bai YQ, Zhao BW, Han YH, Li Y, Li XF, Wang SH, Shi QX, Liu SQ, Cho WK, Kim JY, Xu Y, Heller-Uszynska K, Miao H, Cheng ZC, Zhang SP, Wu J, Yang YH, Kang HX, Li M, Liang HQ, Ren XL, Shi ZB, Wen M, Jian M, Yang HL, Zhang GJ, Yang ZT, Chen R, Liu SF, Li JW, Ma LJ, Liu H, Zhou Y, Zhao J, Fang XD, Li GQ, Fang L, Li YR, Liu DY, Zheng HK, Zhang Y, Qin N, Li Z, Yang GH, Yang S, Bolund L, Kristiansen K, Zheng HC, Li SC, Zhang XQ, Yang HM, Wang J, Sun RF, Zhang BX, Jiang SZ, Wang J, Du YC, Li SG. The genome of the cucumber, *Cucumis sativus* L. *Nat Genet*, 2009, 41(12): 1275–1281. [DOI](#)
- [33] Grandillo S, Ku HM, Tanksley SD. Identifying the loci responsible for natural variation in fruit size and shape in tomato. *Theor Appl Genet*, 1999, 99(6): 978–987. [DOI](#)
- [34] Frary A, Nesbitt TC, Frary A, Grandillo S, van der Knaap E, Cong B, Liu JP, Meller J, Elber R, Alpert KB, Tanksley SD. *fw2.2*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 2000, 289(5476): 85–88. [DOI](#)
- [35] Wall JR. Correlated inheritance of sex expression and fruit shape in *Cucumis*. *Euphytica*, 1967, 16(2): 199–208. [DOI](#)
- [36] Périn C, Hagen LS, Giovannazzo N, Besombes D, Dogimont C, Pitrat M. Genetic control of fruit shape acts prior to anthesis in melon (*Cucumis melo* L.). *Mol Genet Genome*, 2002, 266(6): 933–941. [DOI](#)
- [37] Eduardo I, Arús P, Monforte AJ, Obando J, Fernández-Trujillo JP, Martínez JA, Alarcón AL, Álvarez JM, van der Knaap E. Estimating the genetic architecture of fruit quality traits in melon using a genomic library of near isogenic lines. *J Am Soc Hortic Sci*, 2007, 132(1): 80–89. [DOI](#)
- [38] Hughes MB. The inheritance of two characters of *Cucumis melo* and their interrelationship. *Proc Am Soc Hortic Sci*, 1948, 52: 399–402. [DOI](#)
- [39] Iman MK, Abo-Bakr MA, Hanna HY. Inheritance of some economic characters in crosses between sweet melon and snake cucumber. I. Inheritance of qualitative characters. *Assiut J Agric Sci*, 1972, 3: 363–380. [DOI](#)
- [40] McMurchie EJ, McGlasson WB, Eaks IL. Treatment of fruit with propylene gives information about the biogenesis of ethylene. *Nature*, 1972, 237(5352): 235–236. [DOI](#)
- [41] Périn C, Gomez-Jimenez M, Hagen L, Dogimont C, Pech JC, Latché A, Pitrat M, Lelièvre JM. Molecular and genetic characterization of a non-climacteric phenotype in

melon reveals two loci conferring altered ethylene response in fruit. *Plant Physiol*, 2002, 129(1): 300–309.

[DOI](#)